植 物 分 类 与 资 源 学 报 2012, **34** (5): 471~477
Plant Diversity and Resources DOI: 10.3724/SP.J.1143.2012.12024

开花时间对巫山淫羊藿花蜜分泌和结实的影响*

王 怡, 权秋梅, 黎云祥**
(西华师范大学 西南野生动植物资源保护教育部重点实验室, 四川 南充 637000)

摘要: 运用单因素方差分析研究了巫山淫羊藿 (*Epimedium wushanense*) 开花时间对花蜜分泌、有效传粉者活动及结实性的影响。结果表明: (1) 开花时间对巫山淫羊藿花蜜常备量和含糖量的影响极其显著。3个种群早期花蜜常备量较高, 而花蜜含糖量在晚期较高。(2) 开花时间对有效传粉者行为也具显著影响。一天中, 有效传粉者的访花活动主要集中在中午; 在整个花期进程中, 晚期有效访花频率明显大于早期。(3) 开花时间对巫山淫羊藿结实率、果实种子数及果实种子败育率的影响均显著, 其中早期和中期的结实率和果实种子数大于晚期; 而果实种子败育率则在晚期较高。因此, 人工栽培巫山淫羊藿应注意花期调控, 并选择早期果实进行实验或育种, 其效果更好。

关键词: 巫山淫羊藿; 开花时间; 花蜜分泌; 有效传粉者; 结实
中图分类号: Q 948.112 **文献标识码**: A **文章编号**: 2095-0845(2012)05-471-07

Effects of Flowering Period on Nectar Secretion and Fruit Set of *Epimedium wushanense* (Berberidaceae)

WANG Yi, QUAN Qiu-Mei, LI Yun-Xiang**
(*Key Laboratory of Southwest China Wildlife Resources Conservation*, *Ministry of Education*, *China West Normal University*, Nanchong 637000, China)

Abstract: The effect of flowering time on nectar secretion, effective pollinators activities and fruit set in *Epimedium wushanense* were revealed by One-way ANOVA. Among the three stage of flowering, the differences in nectar standing crop and sugar content of *E. wushanense* were very remarkable. In this three populations, the nectar standing crop in the initial stage was higher than that in other stages, but the sugar content of nectar was higher in the last stage. The results indicated that the activities of effective pollinators were influenced by the flowering time significantly. During a day, the activities of effective pollinators were mainly concentrated in the noon. At the same time the visiting frequency of effective pollinators in last stage was higher than that in the initial and middle stage. It was also indicated that the fruit set, the seed number and percentage of seed abortion per fruit of *E. wushanense* were influenced by the flowering time significantly. During the initial and the middle stage of flowering, the fruit set and the seed number per fruit were bigger than that in the last stage of flowering. But the percentage of seed abortion per fruit was higher in the last stage. So, in order to make work more effective, we should choose the fruits of *E. wushanense* in the initial of flowering stage for experiments and breeding, and pay attention to the flowering regulation in artificial cultivation.

Key words: *Epimedium wushanense*; Flowering time; Nectar secretion; Effective pollinators; Fruit set

* 基金项目: 四川省科技厅应用基础研究项目 (2008JY01580); 重点实验室开放基金项目 (XNYB09-04); 四川省重点学科项目 (SZD0420); 西华师范大学科研启动项目 (11B016)
** 通讯作者: Author for correspondence; E-mail: yx_li@263.net
收稿日期: 2012-02-23, 2012-08-10 接受发表
作者简介: 王 怡 (1987-) 女, 硕士研究生, 主要从事植物生殖生态的研究。

小檗科淫羊藿属（*Epimedium* L.）植物为多年生宿根性草本药用植物，在全世界约56种，我国有43种，是该属的现代地理分布中心（陈国峰和刘峰，2001；李作洲，2005）。该属植物具有补肾壮阳、强筋骨、去风湿的药用功效（侯集瑞等，2004；钱宝英等，2005），其作为滋补类药物已有2000多年历史（李牡丹等，2009）。近年来淫羊藿作为国内外重点研究的药用植物之一，已展现了较大的研究前景和开发潜力（李牡丹等，2009）。淫羊藿属植物多生长在野生环境中，主要以营养繁殖为主，兼具有性繁殖过程（杨子松等，2009）。营养繁殖产生的最大特点是其后代遗传组成总是与母体植株相同（夏立群等，2002；何池全等，1999），这种遗传同一性使得克隆个体容易受到疾病攻击（Burdon 和 Shttock，1980；张玉芬和张大勇，2006），种群的遗传多样性也受到影响（夏立群等，2002）。加之人类不合理的采集利用及过度放牧致使淫羊藿野生资源日益枯竭（王辉等，2010；权秋梅和黎云祥，2008），因此，研究其有性繁殖过程，促进其生殖成功以维持遗传多样性，加强种群稳定性变得极为重要。

在植物有性繁殖过程中影响生殖成功的因素有很多（杨子松等，2009；张玉芬和张大勇，2006），如种群中开花时间的差异（Morinaga 等，2003；Dieringer，1991）；此外，开花时间通过改变花蜜成分、分泌量等来调节传粉者行为，从而对植物生殖成功产生重要影响（孙颖和卓丽环，2009；Castellanos 等，2002；Hodges，1995；Morinaga 等，2003；Herrera，2006）。本实验以巫山淫羊藿为材料，探索开花时间对花蜜分泌、有效传粉者行为及结实性的影响，以便为巫山淫羊藿繁殖生态学研究及花期调控提供参考。

1 材料和方法

1.1 材料

巫山淫羊藿生长于海拔300～1 700 m的山坡林下、灌草丛及岩石缝，花期4–5月，果期5–8月。在四川北部的巴中、万源、达县、苍溪等地均有分布（汤利等，2009）。实验材料采自金城山国家森林公园内3个不同生境的巫山淫羊藿种群。种群1为水池边（106°28′E，30°46′N），种群2为竹林下多岩石的地带（106°28′E，30°45′N），种群3为林窗（106°27′E，30°45′N）。金城山位于四川盆地中部南充市与广安市交界地，地处北亚热带，属亚热带暖气候区，季风气候明显，四季分明，热量丰富，年均温度17.5 ℃，年均降水量1 100 mm左右。金城山为次生性针阔叶混交林，属于亚热带常绿阔叶林演替系列（钱宝英等，2005；胥晓等，1999）。

1.2 方法

1.2.1 开花标记及果期采收　根据 Dafni（1992）所述的标准描述供试巫山淫羊藿种群的开花进程，将巫山淫羊藿种群开花划分为早期（始花期：植株开花25%以下），中期（盛花期：植株开花50%以上），末期（终花期：植株开花95%以上）。在这3个时期中每个种群分别随机选取150朵完全开放的花朵，分别用红色、蓝色和黑色棉线标记早期、中期及末期花朵。果期分别统计3个时期所标记花的结实率，并收集果实带回实验室统计每个蒴果中正常和败育种子数。

1.2.2 访花昆虫观察　每个种群设置1 m×1 m不含已标记植株的小样地，分别在3个时期观察访花者及其活动规律。观察时间从上午8∶00至下午18∶00，以1 h为一个时间统计单位。记录各个时间段内的拜访次数，跟踪、诱捕样方内首次出现的昆虫并带回实验室检查携带花粉的情况。为避免阴天及降雨影响访花者活动（刘林德等，2002），观察均在晴天条件下进行。

1.2.3 花蜜常备量及含糖量测定　在早期、中期和末期，每个种群随机选取花药开裂的花100朵（样地外未经标记的花朵），分别进行花蜜常备量及含糖量测定。为避免雨水对花蜜的影响，采集工作均在连续晴好天气进行。参照滤纸条法进行花蜜常备量的测定（李左栋等，2006），并用手持折光仪测定花蜜含糖量。

1.2.4 数据分析　在SPSS13.0统计分析软件中运用单因素方差分析（One-way ANOVA）进行相关数据统计分析。

2 结果与分析

2.1 开花时间效应对花蜜的影响

从表1数据可以看出，开花时间对3个种群花蜜常备量和花蜜含糖量的影响均极显著（$P<0.01$）。总体来看，随着开花时间的推移，3个种群的花蜜含糖量逐渐升高，而种群1和种群3的花蜜常备量逐渐下降。从均值来看，3个种群晚期花蜜含糖量明显高于早期和中期，而花蜜常备量在早期和中期较高。

2.2 开花时间效应对传粉者的影响

由图1～3可知：在开花的3个时期，早上9∶00前及下午16∶00后鲜有来访者出现。在开

花早期，3 个巫山淫羊藿种群的有效传粉者频率分别在 10∶00、13∶00 和 15∶00 这 3 个时间段达到最高；而在开花中期和开花晚期，3 个种群的最高来访频率分别集中在 13∶00-14∶00 和 12∶00-13∶00 左右。

由图 4 可知，巫山淫羊藿的有效访花频率受开花时期影响显著（$P<0.05$），并随着开花时间的推移逐渐升高。各时期的有效传粉者访花频率分别为（15.67±3.18）次数/h·m^2、（49.33±13.69）次数/h·m^2、（60.67±10.17）次数/h·m^2。其中晚期的访花频率与中期无显著差异，但明显大于早期。

2.3　开花时间对生殖成功的影响

2.3.1　开花时间对结实率的影响　方差分析表明，不同开花时间对三个种群的结实率影响显著。三个种群的结实率从早期到晚期逐渐下降，这种下降趋势在种群 1 中表现极其显著（$P<0.01$），在种群 2 和种群 3 中表现显著（$P<0.05$）。

表 1　时间效应对巫山淫羊藿花蜜常备量与含糖量的影响

Table 1　Flowering time effect on nectar standing crop and sugar content of nectar in *E. wushanense*

种群 Populations	项目 Iteam	时期 Period	平均值 Mean±*SE*	Chi-square	sig
种群 1 Population1	花蜜常备量/ul Nectar standing crop	早期 Initial stage	1.01±0.20a	5.04	0.008
		中期 Middle stage	0.97±0.20ab		
		晚期 Last stage	0.93±0.12b		
	含糖量/% Sugar content of nectar	早期 Initial stage	33.90±0.44c	56.99	0.00
		中期 Middle stage	36.66±0.39b		
		晚期 Last stage	40.45±0.48a		
种群 2 Population2	花蜜常备量/ul Nectar standing crop	早期 Initial stage	1.28±0.05a	6.83	0.00
		中期 Middle stage	1.10±0.04b		
		晚期 Last stage	1.13±0.02b		
	含糖量/% Sugar content of nectar	早期 Initial stage	27.64±0.28c	170.11	0.00
		中期 Middle stage	30.66±0.35b		
		晚期 Last stage	35.86±0.32a		
种群 3 Population3	花蜜常备量/ul Nectar standing crop	早期 Initial stage	1.47±0.07a	18.84	0.00
		中期 Middle stage	1.27±0.04b		
		晚期 Last stage	1.06±0.02c		
	含糖量/% Sugar content of nectar	早期 Initial stage	28.91±0.30b	95.47	0.00
		中期 Middle stage	29.01±0.24b		
		晚期 Last stage	35.75±0.58a		

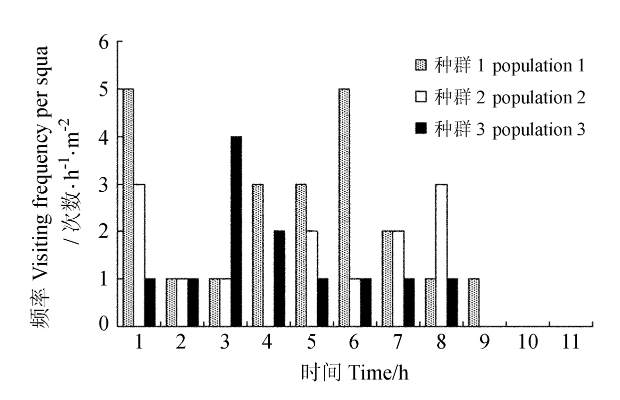


图 1　开花早期有效传粉者的访花频率

Fig. 1　Visiting frequency of effective pollinators in initial stage

1. 8∶00；2. 9∶00；3. 10∶00；4. 11∶00；5. 12∶00；6. 13∶00；7. 14∶00；8. 15∶00；9. 16∶00；10. 17∶00；11. 18∶00

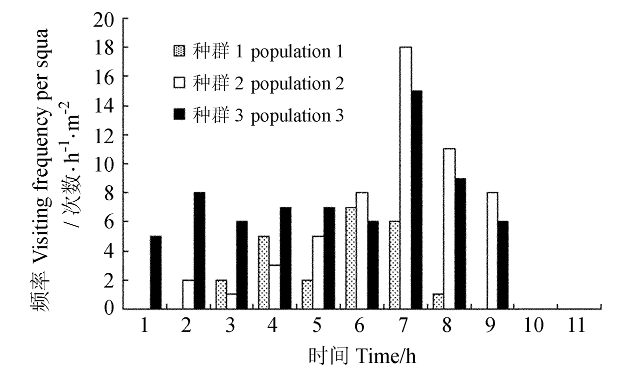


图 2　开花中期有效传粉者的访花频率

Fig. 2　Visiting frequency of effective pollinators in middle stage

1. 8∶00；2. 9∶00；3. 10∶00；4. 11∶00；5. 12∶00；6. 13∶00；7. 14∶00；8. 15∶00；9. 16∶00；10. 17∶00；11. 18∶00

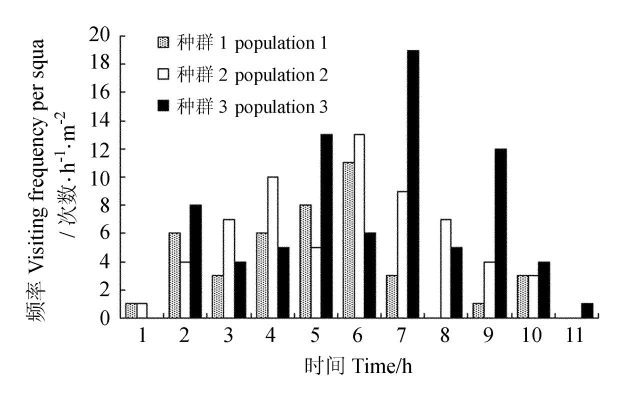


图3 开花晚期有效传粉者的访花频率

Fig. 3 Visiting frequency of effective pollinators in last stage

1. 8∶00; 2. 9∶00; 3. 10∶00; 4. 11∶00; 5. 12∶00; 6. 13∶00; 7. 14∶00; 8. 15∶00; 9. 16∶00; 10. 17∶00; 11. 18∶00

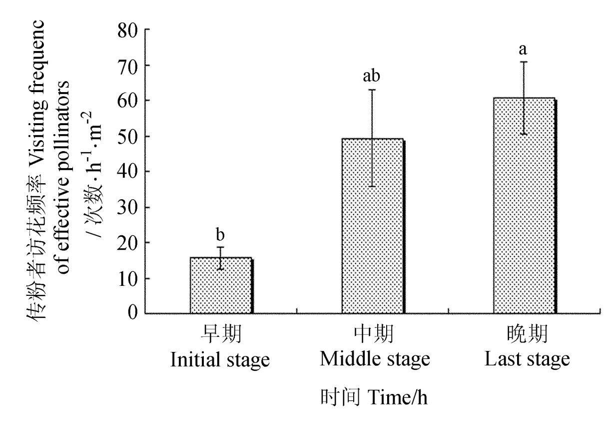


图4 开花时期对有效传粉者访花频率的影响

Fig. 4 Flowering time effect on visiting frequency of effective pollinators

从均值来看，三个种群早期和中期的结实率均明显高于晚期（图5）。

2.3.2 开花时间对每个果实的种子数与败育率的影响 由不同时期果实种子数和果实种子败育率的方差分析可知：在3个开花时期间，3个种群的果实种子数差异均显著，种群1和种群3的果实种子败育率差异显著（$P<0.05$）（表2）。从均值来看早期和中期的果实种子数大于晚期，早期>中期>晚期；而果实种子败育率则呈相反规律：晚期>中期>早期。

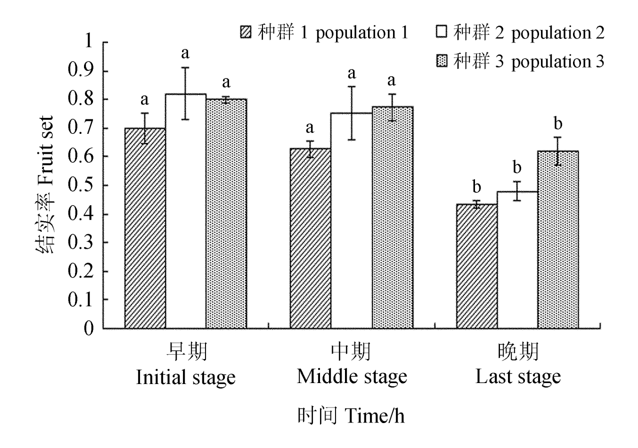


图5 开花时间对巫山淫羊藿结实率的影响

Fig. 5 Flowering time effect on fruit set in *E. wushanense*

3 讨论

开花时间对植物的生殖成功具有强烈影响（杨子松等，2009；Suzuki，1986）。杨子松（2009）对金城山淫羊藿的研究表明，开花时间对淫羊藿结实率无显著影响，但从均值来看早期和中期的结实率较高。而在本研究中，开花时期对巫山淫羊藿结实率影响显著，3个种群的结实率从早期到晚期逐渐下降。在3个巫山淫羊藿种群中，3个时期果实种子数差异显著，早期和中期的果实种子数大于晚期，早期>中期>晚期；而果实种子败育率呈相反规律：晚期>中期>早期。

巫山淫羊藿生殖生物指标的变化可能与植物自身遗传因素和外界环境变化有关。植物有性繁殖时期，植物结实率和果实与种子的生产受到植物自身遗传因素、环境因素和生物因素的影响（Lee，1988；Stephenson，1981）。

植物在花期不同阶段的结实受到花部形态和传粉者行为等因素的影响（杨子松等，2009；Parachnowitsch 和 Elle，2004；Galloni 等，2007）。在虫媒植物中花蜜是花部特征中最为普遍的诱物（Simpson 和 Neff，1983）。植物通过改变花蜜成分、分泌量等来调节传粉者行为以获得最高传粉效率（孙颖和卓丽环，2009；Castellanos 等，2002；Hodges，1995），最终影响植物的生殖成功（Castellanos 等，2002；邓晓保等，2005）。在开花不同阶段，巫山淫羊藿花蜜常备量和含糖量的差异极其显著。三个种群早期花蜜常备量较高；而花蜜含糖量在晚期较高，并随开花时间的推移增加。开花时间对有效传粉者的行为也具有显著影响。在一天中，有效传粉者的访花活动主要集中在中午，早上9∶00前及下午16∶00后鲜有来访者出现；在整个花期进程中，有效访花频率随开花时间的推移逐渐增加，晚期有效的访花频率明显大于早期。

表 2　开花时间对巫山淫羊藿单个果实种子数与种子败育率的影响

Table 2　Flowering time effect on seed number and percentage of seed abortion per fruit in *E. wushanense*

种群 Populations	项目 Iteam	时期 Period	平均值 Mean±*SE*	Chi-square	sig
种群 1 Population 1	种子数 Seeds of fruit	早期 Initial stage	11.40±0.51a	3.98	0.02
		中期 Middle stage	10.00±0.27b		
		晚期 Last stage	9.85±0.47b		
	种子败育率/% P. S. A. F.	早期 Initial stage	6.97±2.39b	3.80	0.03
		中期 Middle stage	14.22±3.25ab		
		晚期 Last stage	19.58±3.90a		
种群 2 Population 2	种子数 Seeds of fruit	早期 Initial stage	11.10±0.43a	3.62	0.03
		中期 Middle stage	10.20±0.31ab		
		晚期 Last stage	9.90±0.19b		
	种子败育率/% P. S. A. F.	早期 Initial stage	4.78±1.94b	3.06	0.06
		中期 Middle stage	7.40±1.67ab		
		晚期 Last stage	12.82±3.16a		
种群 3 Population 3	种子数 Seeds of fruit	早期 Initial stage	12.05±0.27a	5.30	0.01
		中期 Middle stage	11.85±0.56ab		
		晚期 Last stage	10.40±0.28b		
	种子败育率/% P. S. A. F.	早期 Initial stage	3.90±1.39b	4.35	0.02
		中期 Middle stage	12.30±2.67a		
		晚期 Last stage	13.40±3.09a		

注：种子败育率（Percentage of seeds abortion in fruit）-P. S. A. F.

花蜜产生和传粉者行为受到很多因素的影响（Shuel, 1952；龚燕兵和黄双全, 2007；Vicens 和 Bosch, 2000），其中温度能影响花蜜分泌和蜂类活动（Jakobsen 和 Kritjánsson, 1994）。从早期到晚期温度由低到高的变化可能影响花蜜分泌及传粉者行为。许多研究发现，在一定范围内温度的升高能加快花蜜分泌、提高花蜜含糖量（Petanidou 和 Smets, 1996）。与此同时，花蜜作为多数昆虫授粉植物和传粉者相互作用的基本环节也受到传粉者活动的影响（Castellanos 等, 2002；邓晓保等, 2005；Canto 等, 2008）。当植物本身再吸收和昆虫取食量大于花蜜分泌量时则可能导致晚期花蜜常备量降低。温度能影响昆虫的飞行活动（Taylor, 1963）。Primack（1978）在关于新西兰山地森林及阿尔卑斯地区传粉者群体变化的研究中发现：一天中温度的升高及光照的加强能促进许多蝇类及部分昆虫的活动。从一天来看，三个时期的有效访花频率主要集中在午间，此时为全天温度最高，光照强度最强的时间段，适宜的温度及光照可能促进昆虫的活动，从而使这一时段的有效访花效率较高。低温也能减少传粉者活动（Forrest 和 Thomson, 2010）。Taylor（1963）在温度对昆虫飞行影响的研究中提到：在最适温度范围内，温度的降低能减少昆虫的活动。从整个花期来看，金城山早期的低温可能是限制传粉者活动的因素之一，导致晚期有效访花频率明显高于早期。

晚期有效传粉者的频繁活动可能导致生殖过程中传粉效率的增加，从而有利于巫山淫羊藿的果实生产。但综合果实结实率、果实种子数及种子败育率等指标可知：早期果实品质较高，这种矛盾可能与巫山淫羊藿的开花及繁殖特性有关。巫山淫羊藿的花序为总状花序，其开花顺序是由基部往上开花，而这种花序的访花者的觅食方式也是由基部往顶部（张大勇, 2004）。权秋梅和黎云祥（2008）在 2006–2007 年对金城山巫山淫羊藿传粉者的研究中发现野外访花者主要隶属于膜翅目蚜蝇科和双翅目蜜蜂科，种类多达 12 种，但有效传粉者只有几种熊蜂。Harder（2004）等在对花序传粉功能的研究中发现 85% 的大黄蜂、熊蜂选择从总状花序的基部开始觅食，其中 58% 遵循自下而上的访花规律并从该花序顶部离

开，该结论与 Kudo（2001）等对紫堇属植物的研究结果一致。巫山淫羊藿种群开花早期，每个花序开花数较少且多在基部，这种少花的情况可能延长传粉者停留时间，并利于植株间花粉传递。而种群中期及晚期的开花数量较多，且花序上兼有基部、中部和顶部花朵。有效传粉者在携带花粉自下而上觅食的过程中，中下部花粉容易被有效传粉者携带到中上部（张大勇，2004），导致自花和同株授粉。Suzuki（1983）对日本4种淫羊藿属植物的研究发现：淫羊藿属植物自交高度不亲和，仅 *E. diphyllum* 与 *E. trifoliatobinatum* 自交后分别可产生5.4%和4.2%的结实率。巫山淫羊藿种群晚期的结实率较低、果实种子数较少和果实败育率较高可能是传粉者自下而上的访花顺序导致自交败育的结果。

由于巫山淫羊藿的花蜜分泌，有效传粉者行为及结实均受到开花时间的影响，因此，人工栽培巫山淫羊藿时应注意花期环境因素及生物因素的调控，在采摘巫山淫羊藿进行实验或育种时，应选择早期的果实。

〔参 考 文 献〕

陈国峰，刘峰，2001. 淫羊藿的研究进展［J］. 陕西中医，**22**（10）：624—625

张大勇，2004. 植物生活史进化与繁殖生态［M］. 北京：科学出版社，292—328

Burdon JJ, Shttock RC, 1980. Disease in plant communities［J］. *Applied Biology*, **5**: 120—145

Canto A, Herrera CM, Medrano M *et al.*, 2008. Pollinator foraging modifies nectar sugar composition in *Helleborus foetidus*（Ranunculaceae）: an experimental test［J］. *American Journal of Botany*, **95**（3）: 315—320

Castellanos MC, Wilson P, Thomson JD, 2002. Dynamic nectar replenishment in flowers of *Penstemon*（Scrophulariaceae）［J］. *American Journal of Botany*, **89**（1）: 111—118

Dafni A, 1992. *Pollination Ecology*［M］. New York: Oxford University Press, 1—57

Deng XB（邓晓保）, Ren PY（任盘宇）, Li QJ（李庆军）, 2005. Nectar secretion patterns, floral visitor behavior and their impacts on fruit and seed sire of *Alpinia blepharocalyx*［J］. *Chinese Journal of Plant Ecology*（植物生态学报）, **29**（2）: 274—280

Dieringer G, 1991. Variation in individual flowering time and reproductive success of *Agalinis strictifolia*（Scrophulariaceae）［J］. *American Journal of Botany*, **78**（4）: 497—503

Forrest J, Thomson JD, 2010. Consequences of variation in flowering time within and among individuals of *Mertensia fusiformis*（Boraginaceae）, an early spring wildflower［J］. *American Journal of Botany*, **97**（1）: 38—48

Galloni M, Podda L, Vivarelli D *et al.*, 2007. Pollen presentation, pollen-ovule ratios, and other reproductive traits in Mediterranean Legumes（Fam. Fabaceae-Subfam. Faboideae）［J］. *Plant Systematics and Evolution*, **266**（3-4）: 147—164

Gong YB（龚燕兵）, Huang SQ（黄双全）, 2007. On methodology of foraging behavior of pollinating insects［J］. *Biodiversity Science*（生物多样性）, **15**（6）: 576—583

Harder LD, Jordan CY, Cross WE *et al.*, 2004. Beyond floricentrism: the pollination function of inflorescences［J］. *Plant Species Biology*, **19**（3）: 137—148

He CQ（何池全）, Zhao KY（赵魁义）, Yu GY（余国营）*et al.*, 1999. Advance in the ecological adaptability of the clonal plant in wetlands［J］. *Chinese Journal of Ecology*（生态学杂志）, **18**（6）: 38—46

Herrera CM, Pérez R, Alonso C, 2006. Extreme intraplant variation in nectar sugar composition in an insect-pollinated perennial herb［J］. *American Journal of Botany*, **93**（4）: 575—581

Hodges SA, 1995. The influence of nectar production on hawkmoth behavior, self-pollination, and seed production in *Mirabilis multiflora*（Nyctaginaceae）［J］. *American Journal of Botany*, **82**（2）: 197—204

Hou JR（侯集瑞）, Sheng JM（盛吉明）, Wang XQ（王秀全）*et al.*, 2004. Advances in studies on *Herba epimedii*［J］. *Journal of Jilin Agricultural University*（吉林农业大学学报）, **26**（1）: 59—65

Jakobsen HB, Kritjánsson K, 1994. Influence of temperature and floret age on nectar secretion in *Trifolium repens* L.［J］. *Annals of Botany*, **74**（4）: 327—334

Kudo G, Maeda T, Narita K *et al.*, 2001. Variation in floral sex allocation and reproductive success within inflorescences of *Corydalis ambigua*（Fumariaceae）: pollination efficiency or resource limitation?［J］. *Journal of Ecology*, **89**（1）: 48—56

Lee TD, 1988. *Patterns of Fruit and Seed Production*［M］. New York: Oxford University Press, 179—202

Li MD（李牡丹）, Shi X（石旭）, Guan P（关萍）, 2009. An overview: research progress of *Epimedium*［J］. *Journal of Mountain Agriculture and Biology*（山地农业生物学报）, **28**（2）: 170—174

Li ZD（李左栋）, Liu JX（刘静萱）, Huang SQ（黄双全）, 2006. A comparison of several methods used in the field for nectar collection and concentration analysis［J］. *Acta Phytotaxonomica Sinica*（植物分类学报）, **44**（3）: 320—326

Li ZZ（李作洲）, Xu YQ（徐艳琴）, Wang Y（王瑛）*et al.*, 2005. Status and prospect of research on medicinal plants of *Epimedium* L.［J］. *Chinese Traditional and Herbal Drugs*（中草药）, **36**（2）: 289—295

Liu LD (刘林德), Li W (李玮), Zhu N (祝宁) *et al*., 2002. The relations among the nectar secretive rhythms, nectar compositions and diversities of floral visitors for both *Eleutherococcus senticosus* and *E. sessiliflorus* [J]. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **22** (6): 847—853

Morinaga SI, Tsuji K, Sakai S, 2003. Consequences of differences in flowering date on seed production in *Heloniopsis orientalis* (Liliaceae) [J]. *American Journal of Botany*, **90** (8): 1153—1158

Parachnowitsch AL, Elle E, 2004. Variation in sex allocation and male-female trade-offs in six populations of *Collinsia parviflora* (Scrophulariaceaes) [J]. *American Journal of Botany*, **91** (8): 1200—1207

Petanidou T, Smets E, 1996. Does temperature stress induce nectar secretion in Mediterranean plants? [J]. *New Phytologist*, **133** (3): 513—518

Primack RB, 1978. Variability in New Zealand montane and Alpine pollinator assemblages [J]. *New Zealand Journal of Ecology*, **1**: 66—73

Qian BY (钱宝英), Li YX (黎云祥), Liao YM (廖咏梅) *et al*., 2005. Characteristics of the ramet population of *Epimedium brevicornum* and analysis of spatial point pattern for *E. brevicornum* and *E. sagittatum* [J]. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), **27** (5): 479—488

Quan QM (权秋梅), Li YX (黎云祥), 2008. Effects of population dentisy on morphological characteristics of *Epimedium sagittatum* in different growth periods [J]. *Bulletin of Botanical Research* (植物研究), **28** (1): 85—97

Shuel RW, 1952. Some factors affecting nectar secretion in *Red Clover* [J]. *Plant Physiology*, **27** (1): 95—110

Simpson BB, Neff JL, 1983. Floral biology and floral rewards of *Lysimachia* (Primulaceae) [J]. *American Midland Naturalist*, **110** (2): 249—256

Stephenson AG, 1981. Flower and fruit abortion: Proximate causes and ultimate functions [J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **12**: 253—279

Sun Y (孙颖), Zhuo LH (卓丽环), 2009. The nectar secretion rhythms and influencing factors of pollination efficiency of *Agapanthus africanus* ssp. *Orientalis* 'Big Blue' [J]. *Acta Agriculturae Shanghai* (上海农业学报), **25** (2): 36—40

Suzuki K, 1983. Breeding system and crossability in Japanese *Epimedium* (Berberidaceae) [J]. *The Botanical Magazine Tokyo*, **96** (4): 343—350

Suzuki K, 1986. Adaptive shifts in the regulation system of seed yield in Japanese species of *Epimedium* (Berberidaceae) [J]. *Plant Species Biology*, **1** (2): 195—205

Tang L (汤利), Yang J (杨界), Li Y (李燕) *et al*., 2009. Species and distribution of genus *Epimedium* in Sichuan Province [J]. *Journal of Sichuan Agricultural University* (四川农业大学学报), **27** (3): 284—288

Taylor LR, 1963. Analysis of the effect of temperature on insects in flight [J]. *Journal of Animal Ecology*, **32** (1): 99—117

Vicens N, Bosch J, 2000. Weather-dependent pollinator activity in an apple orchard, with special reference to *Osmia cornuta* and *Apis mellifera* (Hymenoptera: Megachilidae and Apidae) [J]. *Environmental Entomology*, **29** (3): 413—420

Wang H (王辉), Li YX (黎云祥), Quan QM (权秋梅) *et al*., 2010. The research on the growth and photosynthetic characteristics of *Epimedium wushanense* at different shade conditions [J]. *Journal of China West Normal University* (Natural Sciences) (西华师范大学学报 (自然科学版)), **31** (3): 235—238

Xia LQ (夏立群), Li JQ (李建强), Li W (李伟) *et al*., 2002. Genetic diversity of clonal plant [J]. *Chinese Bulletin of Botany* (植物学通报), **19** (4): 425—431

Xu X (胥晓), Su ZX (苏智先), Li YX (黎云祥) *et al*., 1999. Analysis on fuzzy mathematics of forest communities at Jincheng Mountain in Nanchong region in Jialing River [J]. *Journal of Sichuan Teachers College* (Natural Science) (四川师范学院学报 (自然科学版)), **20** (2): 182—189

Yang ZS (杨子松), Quan QM (权秋梅), Li YX (黎云祥) *et al*., 2009. Effects of flowering period and space of inflorescences of *Epimedium brevicornu* on fruit set [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), **29** (8): 1599—1606

Zhang YF (张玉芬), Zhang DY (张大勇), 2006. Asexual and sexual reproductive strategies in clonal plants [J]. *Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), **30** (1): 174—183